

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ВОЗРАСТА БОЛЬШЕГЛАЗОГО ПУЗАНКА ¹⁾

[*Caspialosa saposhnikovi* (Grimm)]

(О распознавании различного типа отметок на чешуе
большеглазого пузанка)

Н. И. Чугунова

METHODS OF GROWTH STUDIES OF CASPIALOSA
SAPOSHNIKOV (GRIMM)

By N. I. Tchougounova

Разработка методики чтения чешуи ²⁾ большеглазого пузанка является частью цикла исследований по методике изучения возраста каспийских сельдей, которые производились Всесоюзным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) [Замахаяев, 5, 6].

Большеглазый пузанок относится к группе морских мигрирующих сельдей Каспийского моря. Он нерестится в мае в опресненных водах Северного Каспия (частично в западном—Лаганском районе, но главным образом в северо-восточном—приуральском). Отнерестившиеся особи (а осенью также и подросшая молодежь) уходят из Северного Каспия в Средний и в меньшей степени в Южный, где и откармливаются до следующего нереста в открытом море. Весной, в марте—апреле, половозрелый большеглазый пузанок в процессе своей нерестовой миграции на север подходит к западному побережью Среднего Каспия, где и составляет в различные годы от 7,8 до 29,9% неводного улова сельди [Ловецкая, 9]. Частично в этих подходах участвуют и неполовозрелые особи, включая годовиков.

Указанные основные явления в жизни большеглазого пузанка были приняты во внимание при сборе проб и обработке материалов в данной работе.

Чешуя большеглазого пузанка, которая является лучшим объектом для изучения его возраста, имеет обычный для сельдей вид, а именно: на ней заметны поперечно идущие (под углом к средней линии) стрии

¹⁾ В работе принимали участие младшие научные сотрудники О. И. Тарковская обработавшая материалы по сопоставлению определений возраста и темпа роста по чешуе, отолитам и костям и выполнявшая ряд других работ, и А. А. Мальцева, производившая просмотр и измерение чешуи при изучении полного чешуйного покрова.

²⁾ Обычно применяемый в русской литературе термин „определение возраста по чешуе“ становится неточным, когда кроме возраста исследователь учитывает по чешуе и другие явления жизни рыбы на основании нерестовых, мальковых, добавочных колец и т. п. Для обозначения всей этой работы очень удобен термин „чтение чешуи“, широко применяющийся в заграничной литературе (scale reading, lecture des écailles) и имеющий все основания быть перенесенным в русскую.

(на ее передней части) и пересекающие их концентрические прозрачные кольца. Чешуя тонкая, более нежная, чем у каспийского пузанка (*C. caspia*), и легко опадающая. Лучше всего кольца видны на передней части чешуи, обращенной к голове и заключенной в кармашке кожи¹⁾.

У большеглазого пузанка были исследованы годовые и добавочные кольца (к которым относятся также кольца смещения и мальковые), а также нерестовые отметки.

Ввиду того, что форма и размеры чешуи, а также скульптура ее гиалодентинового слоя меняются в зависимости от места на теле рыбы, с которого чешуя собрана, — описание колец будет дано главным образом для чешуй со среднего участка тела, под спинным плавником.

Годовые и добавочные кольца

Годовые кольца у сельдей обычно отличают от добавочных по их большей резкости и отчетливости при просмотре чешуи под лупой с увеличением в 6—10 раз и различным освещении препарата. Для того чтобы найти более конкретные признаки различия годовых и добавочных колец, мы изучали чешую под биноклем при увеличении в 36 раз, которое позволяет четко видеть стрии.

Годовые кольца образуются в результате периодической (зимней) задержки роста рыбы и ее чешуи, после которой наступает быстрый весенний рост. По исследованию ряда авторов²⁾, при переходе от задержки роста к быстрому росту по краям чешуи на ее передней части образуется как бы «ступенька», повидимому, вследствие того, что рост чешуи в толщину продолжается и в то время, когда увеличения поверхности ее пластинки не происходит. Стрии распространяются со старых частей чешуи на вновь образовавшиеся краевые участки подстилающей ее быстро растущей новой фибриллярной пластинки. При переходе через «ступеньку» они несколько утоньшаются, изгибаются, в одних местах сближаются, в других несколько расходятся, в результате чего получается кольцо.

У большеглазого пузанка такое строение годового кольца выражено довольно четко, изгибы стрий резкие и между ними образованы более или менее ясно выраженные овальные промежутки, цепочка которых и составляет годовое кольцо (фото 1, 2 и др.) На задней части чешуи, лишенной стрий, первые 2—3-годовые кольца обычно различимы в виде более или менее четко выраженных слегка зубчатых гребней (фото 1), но следующие годовые кольца удается выделить не всегда. В общем, определение возраста большеглазого пузанка по задней части чешуи в большинстве случаев невозможно, и она должна быть использована только для контроля при сопоставлении с передней частью чешуи.

Нередко стрии несколько утолщаются перед изгибанием их на годовом кольце, что дает оптически картину темной черточки перед прозрачным годовым кольцом. Часть стрий на годовом кольце может прерываться, но после этого разрыва они продолжают дальше в том же числе и направлении, как и до годового кольца.

1) У некоторых авторов, исследовавших чешую сельдей, повидимому, ошибочно указано, что определение возраста производилось по задней части чешуи, хотя, судя по тексту и рисункам, они пользовались, как и обычно у сельдей, передней частью чешуи [Кагановская, 7, Агапов 1, Соловьева, 15].

2) Описание внутреннего строения чешуи сельдей из двух слоев—фибрилярной пластинки и гиалодентинового слоя—и ее роста, а также образования годовых колец приведено, в виде сводки по литературным данным, в работах Замахаева [4, 5] и Соловьевой [15].

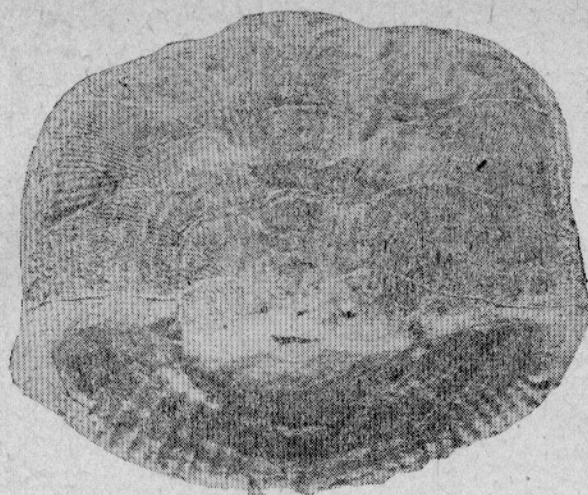


Фото 1. Северный Каспий, 14/V 1937 г. Длина 21 см, вес 95 г, самка, VI-IV, 4 + года. На чешуе видны два нормальных годовых кольца и два сближенных нерестовых, которые на боку чешуи, справа, сливаются. После IV кольца довольно большой прирост, более тонкий, чем остальная часть чешуи, и покрытый уже хорошо сформированными стриями. Зона I года немного смещена, однако „кольцо смещения“ совпадает с I годовым, образуя лишь слабо выраженное удвоение кольца. Хорошо видны годовые кольца на задней части чешуи.

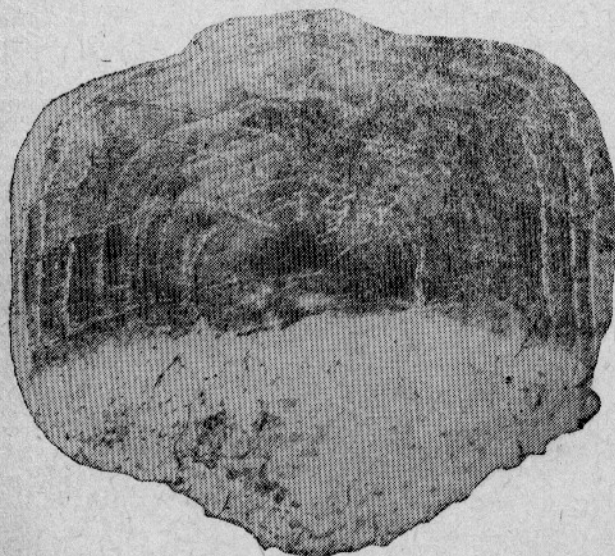


Фото 2. Северный Каспий, 21/V 1937 г. Длина 26 см, вес 180 г, самка, VI-V, 7 лет. На чешуе видны три нормальных годовых кольца и три нерестовых. Между I и II годовыми кольцами два добавочных. I годовая зона слегка смещена. На левом плече все три нерестовые отметки имеют участки с перпендикулярными стриями. Эти участки располагаются друг за другом. По краям нет ни годового кольца, ни нерестовых повреждений (слева чешуя немного оборвана при изготовлении препарата). Виден узкий белый краешек фибриллярной пластинки.

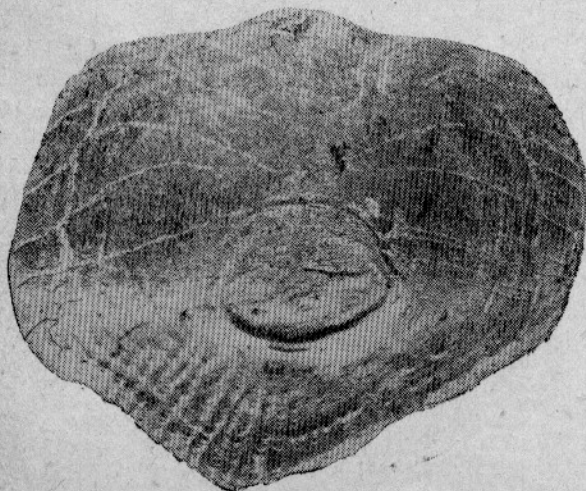


Фото 3. Северный Каспий, 10/V 1937 г. Длина 21 см, вес 135 г, самка, IV. В центре резорбированная зона, на которой стрии разбросаны беспорядочно. Эта зона окружена ложным кольцом, не совпадающим с первым годовым кольцом, отсутствующим на данной чешуе. Возраст определен по другим чешуям этой рыбы. II и III кольца нерестовые. Обе нерестовые отметки имеют участки с перпендикулярными стриями, расположенными друг за другом. Виден довольно большой светлый краешек с зачатками стрий.

Фото 4. Северный Каспий, 14/V 1937 г. Длина 13 см, вес 25 г, самец, VI-IV, 1 год. 3 слабо заметных мальковых кольца. Слева на плече и на боку у края видно только что образовавшееся нормальное годовое кольцо. Справа имеется лишь утоньшение и изгибание стрий. Нерестовой отметки нет, хотя рыба уже выметала первую порцию молок.

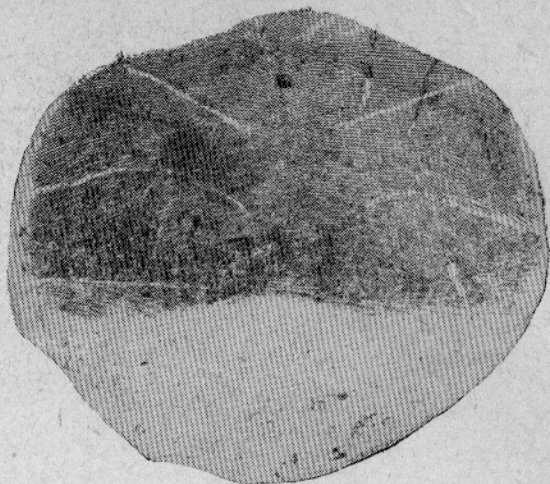


Фото 5. Северный Каспий, 13/V 1937 г. Длина 25 см, вес 180 г, самка, VI-IV. Чешуя № 27 по линии М. 5 лет. Видны 4 годовых кольца. Резкое добавочное между I и II и два добавочных между II и III годовыми кольцами. IV годовое кольцо нерестовое. По краям чешуи нерестовые повреждения, выполненные узким светлым краешком фибриллярной пластинки, который на фотографии хорошо виден слева.

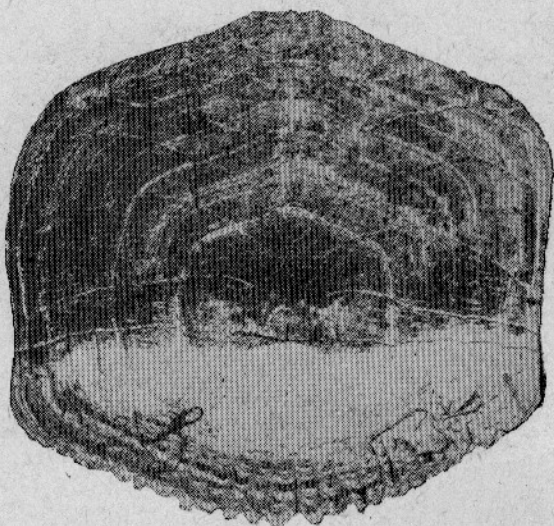
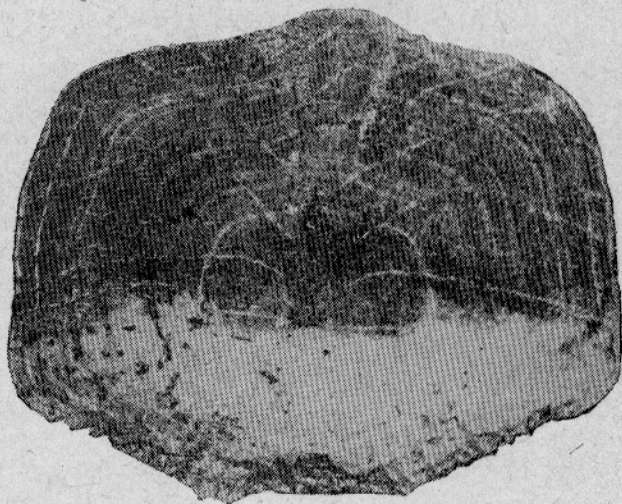


Фото 6. Чешуя № 3, с косой линии F_4 той же рыбы, что и на фото 5. Повреждения нерестового кольца V года заполнены светлым краешком фибриллярной пластинки, гораздо более широким, чем на чешуе фото 5, и уже с почти сформировавшимися стриями.



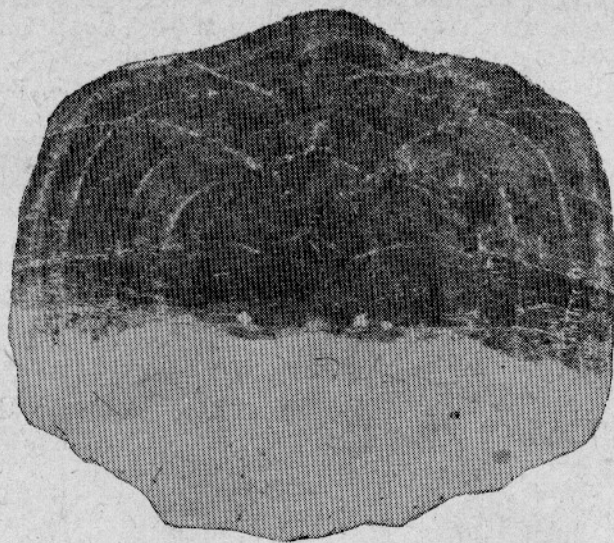


Фото 7. Северный Каспий, 14/V 1937. Длина 22 см, вес 110 г, самка, VI-IV, 4 года. Видны 3 нормальных годовых кольца, широкое добавочное на IV годовой зоне и нерестовые повреждения по краям, лишь на правом плече выполненные фибриллярной пластинкой, с тонкими, еще не оформившимися стриями. Намечено слабое мальковое кольцо. После первого годового кольца есть участки перпендикулярно идущих стрий, образование которых связано, видимо, с каким-либо случайным повреждением, так как их нет на других чешуях этой рыбы.

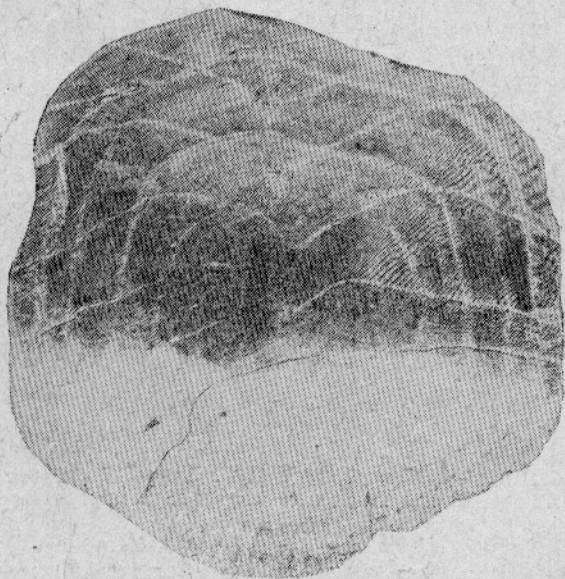


Фото 8. Северный Каспий (о. Пешной), 13/V 1936. Длина 22 см, 5 лет. Три нормальных годовых кольца. IV годовое кольцо замещается резким нерестовым кольцом. На правом плече еще заметно IV годовое кольцо, но в других местах оно срезано нерестовым. На левом плече у края видно V годовое кольцо. По бокам имеются нерестовые повреждения, а вслед за ними довольно широкий светлый краешек (на фото виден плохо) с чуть заметными стриями. Есть слабо выраженное мальковое кольцо.

Такой вид имеют первые 2—3-годовые кольца на чешуях со средней части тела большеглазого пузанка в первые годы его жизни, до половозрелости. В последующие годы вид годовых колец, совпадающих в большинстве случаев с нерестовыми кольцами, несколько изменяется, о чем будет сказано ниже.

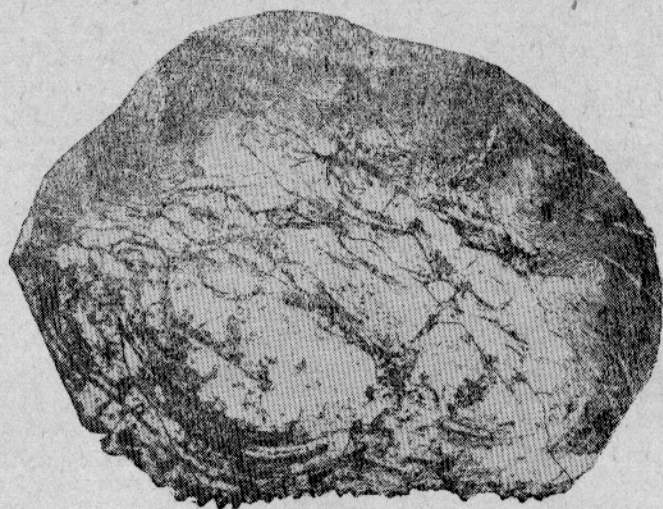


Фото 9. Регенерированная чешуя. Северный Каспий, 13/V 1937. Длина 25 см, вес 180 г, самка, VI-IV, 5 лет (см. фото 5 и 6 чешуй той же рыбы).

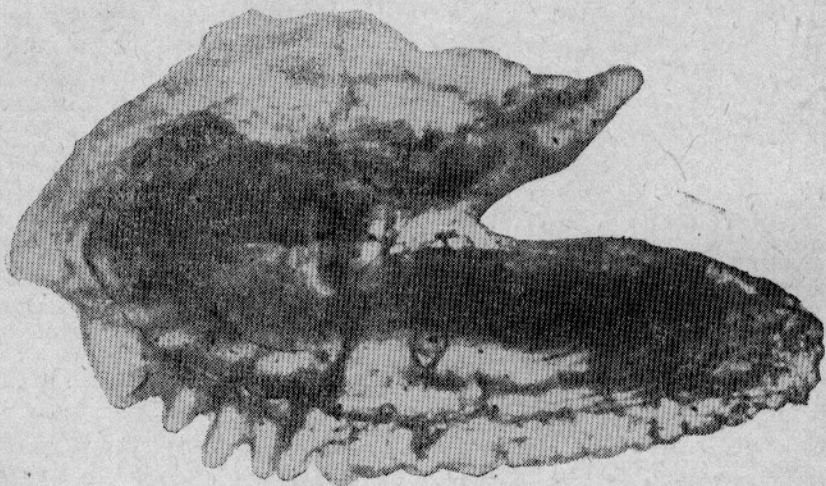


Фото 10. Отолит. Северный Каспий, 14/V 1937. Длина 17 см, вес 45 г, самец, VI-V, 3 года. Видны 2 годовые кольца, а в центре—ядро.

Годовое кольцо бывает видно по всей полуокружности передней части чешуи, а большинство колец — и на задней части.

Добавочные кольца имеют строение, сходное с годовыми, но выражены гораздо менее четко. Они образуются в результате случайной, непериодической задержки роста, вызванной различными причинами: изменениями в питании, миграциями и т. п. Установление причин их образования и выделение добавочных колец разного происхождения — дело будущих исследований.

В области добавочного кольца стрии также изгибаются (фото 2 и др.) и несколько расходятся, но они почти не изменяются в толщине, промежутки между ними в области кольца мало расширены, более или менее вытянуты и не образуют овала. В результате это кольцо обычно шире, чем годовое, но блеклое и нечеткое. При изменении освещения препарата удастся найти положение, при котором добавочные кольца почти исчезают, а годовые резко обрисовываются. Добавочные кольца часто бывают выражены не по всей окружности передней части чешуи, а только в некоторых частях, например, с одного бока, или (уже не на всех чешуях данной рыбы¹). На задней части чешуи добавочные кольца в большинстве случаев (но не всегда) неразличимы.

Чаще всего добавочное кольцо описанного вида наблюдается на втором году (фото 2). Так, из 272 рыб, собранных в северо-восточном районе Северного Каспия весной 1937 г., оно отмечено у 122 экземпляров, или 45%, в то время как на третьем году добавочное кольцо имелось у 22%, а на четвертом и пятом — у 2—3%. Такая частота добавочного кольца на втором году заставляет предполагать связь его с каким-то определенным явлением в жизни большеглазого пузанка, которое вследствие недостаточной изученности биологии этой рыбы, особенно раннего возраста, еще не может быть установлено. Возможно, что это добавочное кольцо образуется в результате подхода части годовиков весной к западному побережью Среднего Каспия и происходящих, может быть, в связи с этим изменений в росте.

Мальковое и первое годовое кольцо

Сравнение эмпирических длин молоди с вычисленными длинами годовиков (табл. 1) показывает, что большеглазый пузанок к концу первого года жизни имеет длину²⁾ в среднем около 11 см. Этой длине рыбы соответствует на чешуе обычно достаточно четкое годовое кольцо описанного выше вида.

Таблица 1

Размеры сеголетков и годовиков большеглазого пузанка

Место и время сбора пробы		Сеголетки			Годовики	Примечание
		IX	X	XI	V	
Сев. Каспий, 1936*)	Эмпирические длины	7,2	8,4	8,4	11—11,5	*) По Дехтеревой [8]
Западное побережье Среднего Каспия, 1938 г., 15 шт. . .	То же	9,3	—	—	—	
То же, 1938 г., 225 шт.	Вычисленные длины	—	—	—	10,8	**) По Ловецкой [3]
„ 1937 **) . . .		—	—	—	11,1	
„ 1930 г. . . .		—	—	—	10,8	
Сев. Каспий, 1937 г.		—	—	—	11,1	

1) Еще раз напоминаем, что это описание может быть принято в полной мере лишь для чешуи со средней части тела рыбы.

2) Эмпирические величины годовиков, пойманных у западного побережья Среднего Каспия в 1938 г., получены по кривой распределения их длин, частично с контрольным просмотром чешуи (материал взят из уловов мальковой волокуши).

На первой зоне роста довольно часто наблюдаются добавочные кольца (обычно одно, но иногда два и даже три), которые по времени их возникновения следует называть мальковыми. Они отличаются от годовых теми же признаками, как и другие добавочные кольца (см. выше). Затруднения в определении их, как добавочных, встречаются редко. Мальковые кольца не имеют постоянного места на зоне первого года, располагаясь то ближе к центру, то близ годового кольца, что заставляет предполагать неоднородность биологических явлений, вызывающих их возникновение.

Повидимому, одной из основных причин образования малькового кольца является изменение условий жизни и питания во время осенних миграций сеголетков из Северного Каспия в Средний. Мальковое кольцо уже образовалось на чешуе некоторых сеголетков, пойманных осенью у Махач-Кала. Средняя длина сеголетков (37 шт.), соответствующая образованию малькового кольца, равняется по обратным вычислениям 6,7 см (фото 4, 7, 8).

Регенерированная чешуя и кольца смещения

Чешуя большеглазого дузанка слабо закреплена в кожных кармашках и легко теряется рыбой. Взамен потерянной чешуи образуется новая, центральная часть которой не имеет правильного строения и образована молодой фибриллярной пластинкой, возникшей после выпадения первоначальной чешуи из ее кармашка. Стрии располагаются лишь на периферических частях чешуи, выросших уже после регенерации¹⁾ (фото 9).

Особенно часто оказывается лишенным правильной скульптуры стрий или, как обычно принято называть, — резорбированным, — самый центр чешуи, а также и вся первая годовая зона вместе с годовым кольцом. Определение возраста по регенерированным чешуям невозможно (за исключением случаев, когда резорбирован небольшой участок около самого центра, а первое годовое кольцо выражено вполне четко), поэтому эти чешуи при изготовлении препаратов отбрасываются.

Иногда резорбированная центральная часть чешуи окружена явственным колечком, которое ошибочно может быть принято за мальковое или даже годовое (фото 3). Однако строение его не имеет ничего общего с годовыми или добавочными кольцами: оно не представлено скульптурой стрий, а окружает резорбированную часть как бы валиком, отделяя ее от площади чешуи с нормально идущими стриями.

В тех случаях, когда чешуя не выпала из кармашка, а только несколько повернулась или сместилась в нем, образуется так называемое кольцо смещения. По виду кольца смещения похожи на годовые, но стрии на них нередко разрываются, меняют в отдельных участках свое направление, причем часто создается картина, напоминающая нерестовую отметку (см. ниже). Отличительным признаком этих колец является в большей или меньшей степени выраженный поворот всей зоны чешуи в пределах такого кольца смещения по отношению к базальной²⁾, или основной линии, в то время как позднейшие части чешуи опять имеют правильное расположение (фото 1). Кольцо смещения может совпадать с годовым, что случается чаще всего, и обнаруживается при сравнении с соседними нормальными чешуями. В не-

1) Подробнее о регенерации чешуи у сельдей и о кольцах смещения см. в работе Замахаева [5].

2) Обозначения различных частей чешуи см. на рис. 2.

которых же случаях оно не совпадает с годовым, и тогда на чешуе бывает видно лишнее кольцо. Особенно часто кольцо смещения образуется на первом году, сильно имитируя нерестовую отметку.

В случаях, когда на первом годовом кольце обнаруживается образование, похожее на нерестовую отметку, или наблюдается резкое, но очень маленькое кольцо близ центра, необходимо обращать особое внимание на расположение такого кольца по отношению к основной линии чешуи, чтобы не принять кольцо смещения за годовое или нерестовое.

Время образования годового кольца и рост чешуи

На чешуе сеголетков из осенних уловов (сентябрь), а также большинства годовиков из весенних уловов (начало мая, в 1938 г., до 9/V) годового кольца еще не наблюдается. У многих годовиков из указанных весенних уловов чешуя не имеет никаких колец, у других видно мальковое кольцо, как у осенних сеголетков, и лишь единичные рыбки имеют у самого края чешуи годовое кольцо (фото 4). На некоторых чешуях таких экземпляров видно вполне сформировавшееся годовое кольцо, а на других — лишь изгибание и расхождение стрий у края, что является признаком начала образования годового кольца. На основании этих данных видно, что первое годовое кольцо возникает в середине мая.

Рост чешуи, как известно¹⁾, происходит путем подслаивания под чешую молодой фибриллярной пластинки, на края которой, выходящие за пределы старой части чешуи, переходят продолжения стрий гиалодентинового слоя. При постепенном, а особенно небыстром росте чешуи стрии не изменяют при этом своего направления. При резком переходе от медленного роста к быстрому образуется, как описано выше, годовое кольцо вследствие изгибания и расхождения стрий.

У большеглазого пузанка осенью (в сентябре) рост чешуи идет медленно. Светлый краешек фибриллярной пластинки узок, имеется по краям чешуи не всегда и лишь в некоторых местах, по бокам. Стрии по обресту старых частей чешуи кажутся заканчивающимися тупыми, слегка закругленными концами, но при большом увеличении на светлом краешке часто бывают видны продолжения стрий в виде тоненьких, заостренных на концах, слабо намеченных зачатков. Они продолжают старое направление стрий.

У рыб, пойманных весной, светлый краешек фибриллярной пластинки по краям чешуи наблюдается гораздо чаще. Уже у рыб из уловов западного побережья (апрель, начало мая) экземпляры, не имеющие этого образования, встречаются единично. У рыб, пойманных весной в Северном Каспии, т. е. близких к нересту или нерестующих, светлый краешек, как правило, имеется, причем он значительно шире, особенно у некоторых экземпляров, чем осенью (фото 5).

Стрии тупо обрываются по краю старой части чешуи, но затем переходят на светлый край фибриллярной пластинки в виде тонких, заостренных зачатков. Иногда они доходят до самого края чешуи, а иногда достигают лишь середины краевой части фибриллярной пластинки, или же светлый краешек оказывается еще лишенным стрий. Эти наблюдения показывают, что рост чешуи весной идет быстрее, чем осенью, причем в первую очередь растет фибриллярная пластинка. Стрии, видимо, в это время несколько отстают от нее в скорости роста, почему светлый краешек нередко оказывается лишенным их.

Просматривая весенние пробы чешуи, начиная с более ранних и

¹⁾ См. сводку Замахаева [4, 5].

кончая пробам с нерестующего пузанка, удастся подметить постепенное изменение в характере стрий у края, которое в конечном итоге приводит к образованию годового кольца. Этот процесс растянут, и хотя он обнаруживается уже на чешуе некоторых рыб из весенних уловов западного побережья Среднего Каспия, но достигает максимума у рыб из майских уловов в Северном Каспии. На некоторых чешуях наблюдается у края утоньшение и заострение стрий, затем они начинают слегка изгибаться при переходе на новую часть чешуи (светлый краешек фибриллярной пластинки). Это изгибание прежде всего наблюдается на плечах чешуи, а позже оно видно и на ее боках (фото 4). В конечном итоге образуется годовое кольцо, которое сначала становится видным также на плечах чешуи, затем на боках и в последнюю очередь на вершине, где оно различимо лишь после появления нового прироста, так как в этой области изгибание стрий выражено очень слабо. На чешуе рыб из уловов западного побережья новое годовое кольцо наблюдается лишь иногда и преимущественно у молодых рыб. Так, из 30 рыб, пойманных на Худате 9—10 мая 1938 г., оно обнаружено только у двух. После годового кольца у них был различим небольшой новый прирост, отличающийся от других, старых частей чешуи, значительно большей тонкостью и прозрачностью.

Новый прирост чешуи после годового кольца появляется сначала на боках чешуи, а затем охватывает и ее вершину, где он оказывается более узким, чем по бокам. Таким образом, чешуя в начале весны растет в ширину быстрее, чем в длину. В этом отношении большеглазый пузанок сходен с каспийским (по данным Е. И. Бетешевой). В противоположность пузанкам у мурманской сельди, по наблюдениям Соловьевой [15], рост чешуи начинается с ее вершины и распространяется затем на бока.

Судя по росту чешуи большеглазого пузанка, можно предполагать, что весной с повышением температуры и интенсивности питания в первую очередь увеличивается вес и объем рыбы, а затем уже длина.

Несколько чаще, чем у рыб из уловов западного побережья, наблюдается образование годового кольца у рыб, пойманных в начале их подхода в Северный Каспий. Например, в пробе (124 шт.) с о. Пешного (14—16 мая 1936 г.) 8% рыб имели новое годовое кольцо. Несмотря на то что эти рыбы имели IV стадию зрелости половых продуктов, как и большинство большеглазых пузанков в конце путины на западном побережье, биологически они относятся к более поздней стадии, так как они уже закончили свой миграционный путь и очень близки к нересту.

Более поздние пробы из уловов в Северном Каспии (вторая половина мая) относятся биологически к иной стадии и представлены нерестовыми рыбами как текучими, так и выметавшими первые порции половых продуктов. У них образование годового кольца совпадает с образованием нерестовой отметки, которая замещает годовое кольцо и имеет отличающееся от него строение, что будет описано ниже. Однако у тех экземпляров, у которых нерестовая отметка еще не образовалась, нередко даже в конце мая не наблюдается нового годового кольца. Возможно, что нерест в этих случаях, оказывая влияние на рост рыбы и ее чешуи, задерживает образование годового кольца нормального вида.

Уточнить время, когда заканчивается у всех рыб образование годового кольца (как нормального, так и нерестового), не удастся за отсутствием проб, собранных в июне и июле. Во всяком случае, несколько экземпляров рыб, пойманных близ западного побережья Среднего Каспия в 20-х числах июля 1935 г., все имели на чешуе годовое коль-

цо и более или менее значительный новый прирост, уже покрытый хорошо сформированными стриями и утративший прозрачность, которой отличаются новые приросты чешуи весной.

Все это приводит к выводу, что образование годового кольца у большеглазого пузанка происходит весной, преимущественно в течение мая. У части рыб оно появляется еще в миграционный период до нереста, но у большинства в нерестовый период, что совпадает с образованием на чешуе нерестовой отметки.

Обычно нерестовая отметка, повидимому, уничтожает годовое кольцо нормального вида, но иногда оно сохраняется (фото 8).

Для установления времени возникновения годового кольца у неполовозрелых рыб необходимы чешуйные сборы из уловов в открытых частях Среднего Каспия.

Описанное А. Махмудбековым [10] для каспийского пузанка образование годового кольца в некоторых случаях в течение всего лета (до августа) не находит пока аналогии в наблюдениях над большеглазым пузанком, правда еще недостаточных для окончательного решения этого вопроса.

Нерестовая отметка

Как и у других каспийских сельдей [Замахаяев [5, 6], на чешуе большеглазого пузанка в связи с нерестовым периодом появляется нерестовая отметка, признаки которой аналогичны соответствующему образованию у других сельдей, хотя в процессе ее возникновения и наблюдаются некоторые отличия.

Признаки нерестовой отметки на чешуе большеглазого пузанка следующие (фото 1, 2, 3, 5 и др.).

1. На кольцо, которое образуется в нерестовый период, стрии по бокам чешуи как бы срезаны или обломаны. Линия нерестового кольца¹⁾ резкая и имеет главным образом по бокам более или менее хорошо выраженные повреждения: неровности, извилины, иногда ясно различимые щербины, имеющие такой вид, как будто бы край чешуи в нерестовый период обламывался. Это повреждение края иногда бывает настолько велико, что уничтожает значительную часть предыдущей годовой зоны по бокам чешуи (фото 1). В подавляющем большинстве случаев нерестовое кольцо совпадает с годовым.

2. На новом приросте чешуи после нерестового кольца, которое как бы срезало старые стрии, последние проходят под небольшим углом к прежнему направлению. Число их иногда вначале уменьшается, но, немного отступя от нерестового кольца, стрии расщепляются, и количество их увеличивается.

3. Нередко часть стрий очень резко изменяет свое направление, образуя небольшие, но отчетливо выделяющиеся участки, состоящие из стрий, идущих почти перпендикулярно к остальным. Эти участки расположены, как правило, на плечах чешуи и лишь иногда также ближе к вершине. На чешуях с несколькими нерестовыми отметками эти участки перпендикулярно идущих стрий иногда расположены друг за другом в одном направлении, начиная от ранних нерестовых колец и до края (фото 2 и 3).

Таким образом, нерестовая отметка на чешуе большеглазого пузанка складывается из ряда образований и не совпадает с понятием «нерестовое кольцо», которое является только одним из признаков нерестовой отметки, хотя по существу и основным.

Образование нерестовой отметки у большеглазого пузанка происходит в течение нерестового периода, но не связано с определенной

¹⁾ Замахаяев [5] называет это кольцо кольцом слома.

стадий зрелости половых продуктов. У разных особей нерестовая отметка возникает в различные моменты этого периода, начиная от IV стадии зрелости половых продуктов (но только у рыб, уже перешедших в Северный Каспий и близких по времени к нересту) и до полного их выметывания.

Однако, если учесть рыб с нерестовой отметкой текущего года в начале и в разгар нереста, то, как показано в табл. 2, становится очевидным увеличение их количества по мере созревания особей и повышения количества в улове нерестующих рыб.

Таблица 2

Количество рыб с нерестовой отметкой текущего года на чешуе в различные моменты нерестового периода

Моменты нерестового периода	Место и время лова	Стадии зрелости половых продуктов	С нерестовой отметкой (в %)	Без нерестовой отметки (%)	Число рыб (штук)
Подготовка к нересту	Пешной 13—16/V 1936 г.	IV	13	87	124
Нерест	Сев. - вост. часть Сев. Каспия	IV, IV—V	31	69	131
	8—21/V 1937 г.	V, V—VI	55	45	139

Хотя больше половины текущих или выметавших первые порции половых продуктов рыб имеют на чешуе нерестовую отметку текущего года, но все же нередки экземпляры даже с последней порцией половых продуктов, еще не имеющие нерестовой отметки. За отсутствием в нашем материале экземпляров, выметавших половые продукты до конца, остается нерешенным вопрос о том, обязательно ли у каждой рыбы в результате нереста образуется нерестовая отметка.

Описанная Замахевым [5, 6] у черноспинки (*C. kessleri*), волжской сельди (*C. volgensis*) и каспийского пузанка (*C. caspia*) первая стадия образования нерестовой отметки, — когда края чешуи оказываются поврежденными и еще не выравнены новым приростом, — встречается у большеглазого пузанка лишь в единичных случаях.

Чаще всего мы видим поврежденный край чешуи этой рыбы в нерестовый период уже более или менее выравненным подстилающей тонкой белой и прозрачной фибриллярной пластинкой. Эта новая часть чешуи иногда бывает лишена стрий, но чаще на ней более или менее отчетливо видны довольно неправильно разбросанные нежные и светлые зачатки новых стрий. По мере роста нового краешка стрии формируются и становятся более резкими. После того как боковые повреждения окончательно выравниваются, начинается дальнейший рост чешуи. Новый прирост, распространяясь с боков чешуи, охватывает сначала плечи, а затем и вершину, замыкая нерестовое кольцо, замещающее собой годовое. Постепенно зона нового прироста становится не отличимой по своей прозрачности от старых частей чешуи. Весь процесс образования нерестовой отметки представлен на фото 7, 5, 1.

Редкость чешуй с поврежденным краем без признаков его восстановления заставляет предполагать, что первая стадия образования нерестовой отметки большеглазого пузанка отличается от ее образования у проходных сельдей; возможно, что у него эта стадия чрезвычайно кратковременна, так что ее почти не удастся уловить при изучении наших проб. Однако вероятнее другое объяснение: возмож-

но, что разрушению подвергается не весь край чешуи, а только гиалодентиновый слой, а фибриллярная пластинка остается незатронутой и видна по краям чешуи даже в этой первой стадии образования нерестовой отметки. Такое предположение подтверждается несколькими случаями, когда удавалось наблюдать трещину в слое стрий, что может быть началом повреждения гиалодентинового слоя. Особенно показателен случай образования такой трещины на одной из чешуй в серии их, взятой с разных мест тела одной рыбы, причем на других чешуях этого экземпляра наблюдались по краям уже дефекты гиалодентинового слоя, а вслед за ними светлый край фибриллярной пластинки, восстанавливающий правильную форму чешуи.

Не исключена возможность, что встречаются оба способа возникновения нерестовой отметки — и повреждение края чешуи во всей ее толще и разрушение только гиалодентинового слоя.

Как видно из изложенного, процесс образования нерестовой отметки у большеглазого пузанка выражен не вполне отчетливо, что, вероятно, стоит в связи с его биологическими особенностями. Каспийские сельди, как можно судить по данным Замахаева [6], по четкости нерестовых отметок, связанной с длительностью их миграций и резкостью перемены среды, распределяются на следующие категории: на первом месте стоит черноспинка — проходная сельдь, наиболее высоко поднимающаяся в Волгу и имеющая очень резкие нерестовые отметки; за ней следуют волжская сельдь, затем каспийский пузанок, — обе рыбы проходные, но длина миграционного пути первой больше; на последнем месте из изученных в данном отношении сельдей стоит, как показывают наши материалы, большеглазый пузанок, у которого миграционный путь короче, и перемена среды менее резка, чем у проходных сельдей. Кроме того, большеглазый пузанок в течение нерестового периода продолжает питаться, воздерживаясь от пищи, повидимому, только во время выметывания половых продуктов. Оба эти обстоятельства могут оказывать влияние на степень разрушения чешуи.

Учет нерестовых отметок позволяет установить, что основная масса большеглазого пузанка впервые созревает в возрасте 2—3 лет, причем большая часть самцов нерестится 2-годовальными, а самок — 3-годовальными (таблица 3), т. е. несколько позднее самцов. Кроме того, значительная часть самок нерестится впервые 4-годовиками (самцы очень редко), а единицы — 5-годовиками. Отмечаются единичные случаи созревания большеглазого пузанка на первом году (фото 4), однако внесенные в таблицу количества зрелых годовиков остаются еще под большим сомнением, так как возможно попадание в эту группу экземпляров с кольцами смещения.

Таблица 3

Сравнение возраста самок и самцов большеглазого пузанка во время первого нереста (число созревших впервые рыб каждой возрастной группы [в %] на основании учета нерестовых отметок)

Северный Каспий, 1937 г., май

Возраст Пол	1 ¹⁾	2	3	4	5	Число исследованных рыб
Самки	0,5	30	52	16	1,5	184
Самцы	9	55	33	3	—	67

После первого нереста большеглазый пузанок, судя по нерестовым отметкам, выметывает половые продукты ежегодно.

¹⁾ Нерестовые отметки на первом году под сомнением.

Резкость колец на чешуе с разных мест тела большеглазого пузанка

Как отмечено выше, все описанное относится к чешуям со средней части тела большеглазого пузанка, которые наиболее пригодны для исследования возраста и учета нерестовых отметок. Этот вывод был сделан на основании изучения чешуи с различных мест тела, собранной или по способу Dannevig A. and. Host [2] или по способу Замахаева [4, 5, 6] (рис. 1).

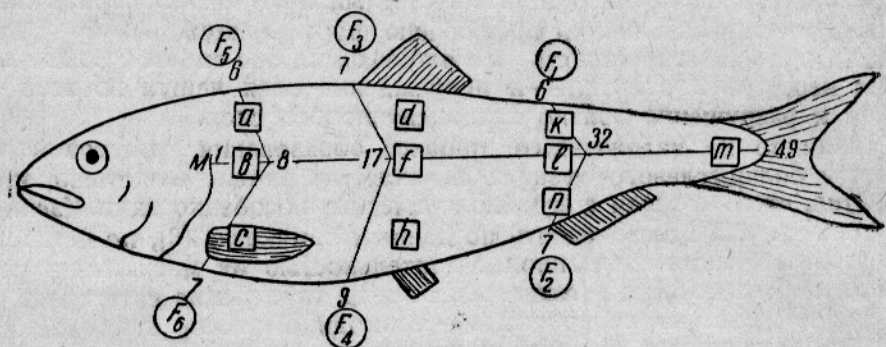


Рис. 1. Большеглазый пузанок. Участки тела, с которых собиралась чешуя

Объяснения к рисунку № 1.

1) *Сбор по Dannevig'у*. По линиям, обозначенным буквами М, F₁, F₂... F₆, собирались все чешуйки, при чем по средней линии М нумерация велась от головы к хвосту (1—49). Промежуточные цифры (8, 17, 32) указывают номера чешуек, от которых отходят вверх и вниз косые линии боковых направлений. На этих линиях нумерация чешуи ведется от линии М по направлению вверх и вниз, при чем у контура рыбы поставлены цифры (6, 7 и т. д.), показывающие число чешуй от М до средней линии спины или брюха. Косые линии ориентированы, как видно на схеме, анальным, спинным и грудным плавниками и идут по ходу чешуй, лежащих на теле рыбы косыми рядами. Цифры просчета чешуй приведены средние, так как число чешуй у разных особей немного колеблется. 2) *Сбор по Замахаеву*—буквами в квадратах обозначены участки тела, с которых собиралось по несколько чешуй.

Величина и форма чешуй на разных местах тела большеглазого пузанка меняются (рис. 2). Самые крупные чешуи помещаются у головы, вдоль средней линии тела (М), а также на линиях (F₄) и (F₆), расположенных на нижней половине тела рыбы. Наиболее мелкие чешуи находятся у хвоста. Чешуи на передней части тела широки, а на задней части, близ хвоста, немного вытянуты в длину, т. е. продольный диаметр их больше поперечного. Средние чешуи, примерно, от № 20 до № 30 по средней линии тела имеют почти одинаковые поперечный и продольный диаметры. Также средние чешуи на линии (М) (в среднем № 10—39) наиболее симметричны. Ближе к голове и к хвосту чешуи более или менее скошены. Несколько последних чешуек у хвоста теряют типичную для сельдей округло-угловатую форму, становятся почти овальными и нередко имеют почти концентрически расположенные стрии.

На косых линиях вверх и вниз от средней линии тела бывают симметричными только первые 2—3 чешуйки. Резче всего изменена форма чешуй на линии (F₆) (под грудным плавником), где некоторые чешуи имеют сильно вытянутую в один бок крыловидную форму (табл. 4).

Как показывает табл. 4, наиболее симметричны чешуи средней части тела по линии (М). Они имеют также хорошо выраженные годо-



Рис. 2. Размер чешуй на средней линии тела большеглазого пузанка (по радиусу r , продольному D_1 и поперечному D_2 диаметрам чешуи).

Таблица 4

Изменение ясности различных колец на чешуе большеглазого пузанка с разных мест средней линии M (обозначены №№ чешуй)

Признаки	Степень ясности колец	
	Хорошая ясность (симметрич. чешуя) № 10—39	Плохая ясность или отсутствие колец (несимметрич. чешуя) № 1—9, № 40—49
Годовые кольца	9—40	1—8, 41—49 (53)
Нерестовые отметки	8—44 (20—27) ¹⁾	1—7, 45—49 (53) ²⁾
Годовые кольца и нерестовые отметки	10—40	1—9, 41—49 (53)

вые кольца и нерестовые отметки. В среднем, эти три признака наблюдаются на чешуях № 10—40. Наиболее отчетливы нерестовые отметки на чешуях между линиями (F_3 — F_4) и (F_1 — F_2), т. е. под спинным плавником, примерно, № 20—27. На этих чешуях видны все нерестовые отметки, а на предыдущих и последующих ясность нерестовых отметок прежних годов нереста постепенно теряется, начиная с наиболее раннего. Нерестовые отметки текущего года наблюдаются у наибольшего числа чешуй, особенно у старших рыб, например, 4- и 5-годовалых. Тем не менее, на чешуях, располагающихся у головы и хвоста, нерестовых отметок все же совершенно не видно.

¹⁾ В скобках номера чешуй с особенно резко выраженными нерестовыми отметками.

²⁾ Нерестовые отметки на чешуе, помеченной в этой графе, большей частью отсутствуют.

На линиях (F_1), (F_2) и (F_3) лишь первые 4—5 чешуй имеют довольно хорошие годовые кольца, но на чешуях, расположенных на линиях (F_3), (F_5) и особенно (F_6), годовые кольца, хотя и бывают различимы, но резко выраженные добавочные кольца настолько запутывают общую картину, что определение возраста становится или совсем невозможным или очень неубедительным. Использование этих чешуй для определения возраста рискованно, и правильное толкование колец на них возможно лишь при сопоставлении с чешуями со середины тела рыбы.

На первых 4—5 чешуях на косых линиях перестовые отметки бывают ясно выражены, а на последних они или совсем не видны [линии (F_1), (F_2), (F_3)] или плохо различимы.

При обратных вычислениях (методом Е. Lea) длины большеглазого пузанка по различным чешуям одной и той же рыбы наблюдается довольно большое колебание величин. Как показывает пример, приведенный в табл. 5, вычисления по чешуям с передней части тела дают преуменьшенные, а с задней части тела — преувеличенные значения по сравнению со средними длинами, вычисленными по всем чешуям линии (M). Наиболее близки к средним длины, вычисленные по чешуям, расположенным на участке тела между линиями (F_3 — F_4) и (F_1 — F_2). Эти данные по большеглазому пузанку согласуются также с наблюдениями ряда авторов над некоторыми другими рыбами [Dannevig A. and Host, 2, Кагановская, 7, Монастырский, 12].

Таблица 5

Пример обратного вычисления длины большеглазого пузанка по различным чешуям

1	2	3	4	5	6	7	8
№ чешуй	l_1	l_2	l_3	l_4	d_M	d_F	
1—17	10,6	15,0	18,3	22,1	—0,5	—1,3	—0,6
18—31	10,4	15,7	19,4	22,2	—0,1	—0,1	+0,1
32—47	11,7	16,4	19,2	22,4	+0,4	+0,2	+0,6
1—47	11,0	15,8	19,0	22,3	—	—	—

Объяснение к табл. 5

Графа 1-я (№ чешуй). Чешуи средней линии тела (M) разбиты на 3 группы: № 1—17—группа чешуй, лежащих ближе к голове; № 18—31—чешуи на средней части тела, № 32—47—на хвостовой части тела. Эти 3 группы чешуй, а также их сумма (№ 1—47), т. е. все чешуи со средней линии тела (M), указаны в 1-й графе таблицы.

Графы 2—5-я (l_1 , l_2 , l_3 , l_4).

По каждой чешуе были вычислены длины каждого возраста; составлены ряды и определены средние длины возрастов по каждой группе чешуй, а также и по их сумме.

Графа 6-я (d_M)

Были найдены отклонения длин каждого возраста по каждой группе чешуй, от средних длин каждого возраста, вычисленных по всем чешуям средней линии M . На основании отклонений для каждого возраста получены соответствующие величины для данной группы чешуй, которые и помещены в 6-й графе таблицы.

Графы 7 и 8-я (d_F)

Были найдены средние отклонения d_F длин, вычисленных по чешуям, расположенным на косых линиях (рис. 1), от средних длин, вычисленных по всем чешуям линии M . На первой строчке граф 7 и 8 расположены соответствующие величины для F_6 и F_5 ; на второй строчке—для F_4 и F_3 и на третьей строчке—для F_2 и F_1 .

Такое расположение позволяет сопоставлять отклонения длин, вычисленных по чешуям с определенных частей тела и собранных как со средней линии тела (по ее участкам), так и с косых линий.

Таким образом, обобщая изложенное, можно сказать, что наиболее пригодными для исследования возраста, учета нерестовых отметок и обратных вычислений длины большеглазого пузанка являются чешуи, расположенные по средней линии тела, и по 2—3 чешуи (вверх и вниз от нее в промежутке между косыми линиями (F_3-F_4) и (F_1-F_2)). Для определения возраста могут быть использованы чешуи от № 10 до № 40 и близлежащие по обе стороны от средней линии, но первые и последние чешуи в этом промежутке часто не удовлетворительны для учета нерестовых отметок.

Соответственно описанному при сборе чешуи по способу Замахаева наиболее удобными участками являются (f) и (l) (рис. 1), где чешуи имеют хорошо выраженные годовые кольца и нерестовые отметки. Чешуи на участках (с) и (n), где они у большеглазого пузанка обыкновенно лучше всего сохраняются, в большинстве случаев не пригодны для работы, так как годовые кольца на них выражены неясно и часто не отличимы от резких добавочных колец, а нерестовые отметки могут совсем отсутствовать.

Изучая строение краев разных чешуй одной и той же рыбы, можно проследить различные стадии образования нерестовой отметки и нового прироста, который бывает выражен по-разному на чешуях с различных участков тела. Так например, у большеглазого пузанка, пойманного 13/V 1937 г. в Северном Каспии (l = 25, самка VI—IV), чешуи со середины тела имели по краю резкие нерестовые повреждения, выравненные очень небольшим прозрачным светлым приростом с зачатками стрий (фото 5). Чешуи около головы не имели нерестовой отметки, но на краю их расхождением, заострением и изгибанием стрий было намечено годовое кольцо нормального вида. На первых чешуях по линии (F_6) имелись годовое кольцо и небольшой прирост (фото 5). На нескольких первых чешуях по линиям (F_4) и особенно (F_2) нерестовые повреждения выражены очень резко, новый прирост гораздо шире, чем на чешуях со середины тела, причем он покрыт уже хорошо сформировавшимися стриями (фото 6), и светлый краешек фибриллярной пластинки охватывает плечи и доходит до вершины, а в отдельных случаях виден и на вершине.

Для ясности приводим размеры прироста в делениях окуляр-микрометра, измеренные по радиусу, проходящему через плечо: чешуя № 27 по линии (M) — 3 деления окуляр-микрометра, чешуя № 3 по линии (F_4) — 5—8 делений окуляр-микрометра.

Это показывает, что годовое кольцо образуется, повидимому, или до нерестовой отметки или одновременно и разрушается нерестовыми повреждениями. При оценке резкости нерестовой отметки и величины восстановленного края необходимо принимать во внимание место на теле рыбы, с которого собиралась чешуя.

Сравнение определений возраста по отолитам и по чешуе

Для проверки определения возраста по чешуе были привлечены отолиды. Совпадение результатов определения по этим двум объектам должно было бы послужить контролем правильности применяемого метода. Использование отолидов оказало бы также большую помощь при изучении возрастного состава, так как чешуя большеглазого пузанка, особенно со середины тела, легко опадает и теряется.

Отолиды большеглазого пузанка очень малы, не превышая 5 мм у крупных экземпляров¹⁾. Они приклеивались к предметному стеклу

¹⁾ Порядок извлечения отолидов у сельдей описан в работе Замахаева [4].

пихтовым бальзамом и рассматривались *in toto* в капле ксилола в проходящем свете под бинокляром. В центре отолита большеглазого пузанка, как и у других сельдей [Замахаяев, 4, Lissner, 8], имеется маленькое светлое пятнышко, очень часто окруженное кольцом, так называемое ядро. Первые 2—3-годовые зоны обычно начинаются темной частью (в проходящем свете), образующейся во время быстрого роста рыбы в начале лета, которая постепенно переходит в светлую часть, образующуюся при медленном росте рыбы [Lissner, 8]. Годовое кольцо находится на границе светлой части зоны предыдущего и темной части следующего года, причем оно часто имеет вид темной черточки (фото 10). Годовые кольца старших возрастов имеют вид тонких черточек на общем светлом фоне, которые часто бывает трудно выделить среди общей концентрической исчерченности отолита.

Определение возраста большеглазого пузанка по отолитам нередко бывает затруднено вследствие расплывчатости и недостаточной четкости годовых колец. В этом отношении отолиты большеглазого пузанка отличаются, по видимому, от отолитов северных сельдей, которые, по Lissner [8], имеют очень хорошо выраженные кольца и более удобны для определения возраста, чем чешуя. Однако у шпрота [Robertson, 14] и у азово-черноморских сельдей [Замахаяев, 4] отолиты так же, как и у большеглазого пузанка, не всегда пригодны для определения возраста.

Добавочные кольца на отолитах большеглазого пузанка бывают выражены реже, чем на чешуе, и отличаются от годовых лишь меньшей четкостью. Нерестовых отметок не наблюдается, но кольца, соответствующие годам нереста, образуются, о чем мы можем судить по сопоставлению отолита с чешуей. Robertson [14], изучая отолиты шпрота (*Spratella sprattus*)¹, подметил, что у рыб старших возрастов определение возраста по отолитам дает в большинстве случаев меньшие величины, чем по чешуе. На этом основании он выдвинул гипотезу, что в годы нереста на отолитах не образуется темной зоны, и, таким образом, получается пропуск годового кольца. Такое заключение основано им лишь на статистических данных по сравнению числа колец на чешуе и отолитах, так как он не выделяет нерестовых отметок на чешуе. Наши данные показывают, что гипотеза Robertson'a не приложима к большеглазому пузанку, и расхождения в определениях возраста объясняются, по видимому, лишь нечеткостью колец на отолитах.

Обратные вычисления по отолитам дают не вполне удовлетворительные результаты. Измерения производились по округлой задней части отолита, от центра (не всегда четко различимого) до наиболее выдающейся точки заднего края и годовых колец. В этой части отолита все годовые кольца обычно лучше видны. При сопоставлении обратных вычислений длины рыбы по отолитам и по чешуе одной и той же особи иногда получаются очень близкие результаты, вплоть до тождества для некоторых возрастов, но в большинстве случаев наблюдаются значительные расхождения. При этом в расхождениях не удается подметить какой-нибудь закономерности, которую можно было бы использовать для получения поправочных коэффициентов.

Однако средние цифры, как показано на таблице 6, получаются очень близкие. Обратные вычисления производились методом прямой пропорциональности [E. Lea] и методом логарифмических скал [Монастырского]. При вычислении по чешуе оба эти метода дают практически тождественные величины, а по отолитам при использовании метода логарифмических скал наблюдается довольно сильное сниже-

¹) Robertson пользуется в своей работе устаревшим названием шпрота—*Clupea sprattus*.

ние величины первого года и в меньшей степени следующих, что, вероятно, объясняется недостаточностью материала по отолитам молодых рыб и проистекающей из этого неточностью графика, который кладется в основу вычисления.

Таблица 6

Сравнение результатов обратных вычислений роста большеглазого пузанка по чешуе и отолитам

Длина по возрастам	3-годовики				4-годовики			
	Чешуя		Отолиты		Чешуя		Отолиты	
	По Е. Lea	По методу логарифм. скал	По Е. Lea	По методу логарифм. скал	По Е. Lea	По методу логарифм. скал	По Е. Lea	По методу логарифм. скал
l_1	11,4	11,5	11,9	10,4	10,8	11,1	11,3	9,4
l_2	16,9	16,9	16,6	16,0	16,8	16,9	16,8	15,7
l_3	19,3	19,3	19,3	19,3	19,6	19,7	19,5	18,9
l_4	—	—	—	—	21,4	21,4	21,4	21,4
n	82	82	75	75	82	82	77	77

При вычислении роста по чешуе и отолитам методом Е. Lea получаются очень близкие величины.

Нередкие случаи расхождения в определении возраста по чешуе и отолитам (около 20%), а также недостаточная точность измерений величины колец при обратных вычислениях по отолитам — все это заставляет признать, что отолиты не могут применяться как основной материал при определении возраста большеглазого пузанка и изучения его роста. Они могут быть использованы лишь как дополнительный материал.

Близкое совпадение средних величин, вычисленных по чешуе и отолитам, является доказательством правильности определения возраста большеглазого пузанка и выделения годовых колец по чешуе по описанным выше признакам.

Добавочные кольца на чешуе и отолитах в большинстве случаев не соответствуют друг другу, и одновременный просмотр обоих объектов позволяет контролировать правильность определения возраста за исключением случаев нечеткости колец на отолитах.

Определение возраста по костям

Для определения возраста большеглазого пузанка была сделана попытка применить как дополнительный материал плоские кости жаберной крышки (operculum и praepoperculum). Хотя годовые слои на костях и можно различить, но они выражены очень слабо, а нередко совсем незаметны.

Кости рассматривались под небольшим увеличением (в 1½—2 раза) в проходящем свете или на черном фоне в падающем свете. Немного лучше видны годовые слои, если покрыть одну сторону кости асфальтовым лаком или черной тушью. На operculum годовые слои видны лучше, чем на praepoperculum.

При сравнении определений возраста по чешуе и костям совпадение получено лишь для 37% просмотренных рыб (в 22 случаях из 59). В других случаях получено расхождение на 1 год, а для 6-годовалых — даже на 2 года.

Полученное совпадение служит лишним доказательством правильности выделения годовых колец на чешуе и костях, но все же следует

признать, что кости большеглазого пузанка нет оснований применять в работе (даже как дополнительный материал) вследствие очень плохой видимости на них годовых слоев.

Сравнение роста большеглазого пузанка по эмпирическим и вычисленным по чешуе величинам

Как показано на табл. 7, характеризующие рост большеглазого пузанка эмпирические длины и вычисленные по чешуе методом Е. Леа (выше было отмечено совпадение величин при вычислении по Е. Леа и по методу логарифмических скал) очень близки между собой. Это подтверждает пригодность указанного метода для обратных вычислений роста большеглазого пузанка.

Таблица 7

Сравнение роста большеглазого пузанка по эмпирическим и вычисленным по чешуе значениям

Происхождение пробы	Способ вычисления	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6	n
Наши данные, Сев. Каспий, 1937 г. То же	Эмпирические . .	10,8 ¹⁾	16,6	19,3	21,4	23,7	26,4	5—82
	Обратное вычисление	11,1	16,9	19,6	22,2	24,3	—	5—210
По Ловецкой [9], Ср. Каспий, 1937 г., самки То же	Эмпирические . .	—	16,6	19,4	23,0	—	—	—
	Обратное вычисление	11,2	16,5	19,9	21,7	—	—	—
Самцы То же	Эмпирические . .	—	15,7	18,5	—	—	—	—
	Обратное вычисление	10,6	15,4	17,6	—	—	—	—

¹⁾ По данным 1938 г.

Сравнение наших данных, относящихся к Северному Каспию, с данными Ловецкой [9] по Среднему Каспию (см. табл. 7), показывает большое сходство средних величин. Это служит доказательством отсутствия существенных уклонов в ее методике определения возраста большеглазого пузанка от нашей. Следует лишь подчеркнуть, что применение при массовых определениях возраста очень плохой чешуи, собранной в большинстве случаев из-под грудного плавника или над анальным плавником (такие сборы, судя по форме чешуи, преобладают в пробах Азрыбстанции, использованных Ловецкой), может повести к ошибочным результатам и сказаться в конечном итоге и на средних цифрах.

На этом основании не вполне убедителен вывод Ловецкой о незначительности колебания роста большеглазого пузанка в течение 8 лет, с 1929 по 1937 г., так как, работая с дефектной чешуей, исследователь может невольно руководствоваться при определениях возраста величиной рыб, сглаживая этим колебания темпа роста. В эти годы в запасах каспийских сельдей происходили весьма существенные изменения и перегруппировки, отразившиеся и на уловах, бывших очень большими в начале рассматриваемого периода, резко снизившихся в последующие годы (особенно в 1935 и 1936) и вновь возросших в 1937 и 1938 гг. Хотя у большеглазого пузанка не наблюдалось таких резких изменений в запасах, как у других каспийских сельдей, особенно каспийского пузанка и волжской сельди, все же его уловы по западному побережью Среднего Каспия колебались в период с 1931

по 1937 г. от 28 до 87 тыс. ц [Ловецкая, 9]. По аналогии с другими рыбами [11, 13 и 16] можно ожидать отражения происходивших явлений на темпе роста большеглазого пузанка, что не наблюдалось Ловецкой.

При сравнении наших определений возраста большеглазого пузанка с определениями Азербайджанской рыбохозяйственной станции получается совпадение, примерно, для 80% рыб. Расхождение в 20% (обычно на 1 год) идет за счет очень неудовлетворительных по качеству чешуи сборов.

Задачи дальнейших исследований по методике определения возраста большеглазого пузанка

Основной задачей настоящей работы являлось установление и описание объективных признаков для выделения различного рода колец на чешуе большеглазого пузанка с целью дать руководство для определения возраста при изучении биологии и запасов этой рыбы.

До настоящего времени определение возраста большеглазого пузанка производили без специального изучения методики, лишь по аналогии с другими сельдями, пользуясь большей или меньшей четкостью колец, рассматриваемых при небольших увеличениях под лупой. В результате, определения возраста, сделанные различными исследователями, не были иногда согласованы. Это, например, отмечено Ловецкой [9] при сравнении ее определений с определениями Дагестанской рыбохозяйственной станции.

Выделение нерестовых отметок позволяет ввести на основании объективного признака новый элемент в исследование запасов — учет скорости созревания и повторности нереста.

В заключение кратко отметим ряд вопросов, не решенных в настоящей работе и требующих дальнейших исследований и дополнительных материалов.

1. При описании вида годовых и добавочных колец и нерестовых отметок, а также их возникновения пришлось применять метод аналогии с другими сельдями в вопросах о росте пластинки чешуи и происходящих в ней гистологических процессах. Однако и для других рыб в этом вопросе имеются лишь гипотезы, недостаточно подтвержденные гистологическими и физиологическими исследованиями.

Для полного понимания причин возникновения колец и отметок на чешуе большеглазого пузанка (так же как и других каспийских сельдей) необходимо специальное изучение процессов, происходящих во внутреннем строении чешуи при образовании различного вида колец и отметок, в тесной связи с биологией и физиологией рыбы.

2. Следует уточнить вопрос о времени образования годовых колец и скорости роста чешуи и рыбы путем включения летних, осенних и зимних сборов, главным образом, из открытого моря, почти отсутствовавших в наших материалах. Особенно это относится к неполовозрелым рыбам.

3. Для решения весьма важного вопроса о том, образуется ли нерестовая отметка в результате каждого нереста, необходимо получить пробы чешуи с рыб, выметавших половые продукты до конца, а также начавших миграцию из Северного Каспия в Средний.

4. Для изучения роста большеглазого пузанка в течение года в связи с питанием, половозрелостью (нерестом), жирностью, миграциями и т. п. требуются соответствующие чешуйные сборы из различных мест Каспия в течение круглого года, наиболее частые летом, когда происходит быстрый рост рыбы. Особенно важно для решения этих

вопросов мечение со сбором чешуи с одной и той же рыбы при мечении и при поимке.

5. Ввиду недостаточной надежности определений возраста и обратных вычислений длины по отолитам при исследовании их *in toto*, нужна проверка возможности и удовлетворительности изучения возраста по их поперечным шлифам.

6. Совершенно неразработанным остается вопрос о происхождении различных добавочных колец. Можно лишь предполагать, что миграции, голодание, смена питания и т. п. должны оставлять свои следы на чешуе. Умение прочесть по чешуе всю историю жизни рыбы должно значительно приблизить нас к познанию ее биологии.

ВЫВОДЫ

1. Наилучшим объектом для определения возраста большеглазого пузанка является чешуя, причем годовые кольца просчитываются на ее передней части, где они выражены наиболее четко. По ней же измеряются годовые зоны для обратных вычислений. Для контроля просматривается и задняя часть чешуи с менее ясными кольцами. Как добавочный проверочный материал можно применять отолиты. Кости жаберной крышки не пригодны для изучения возраста, так как годовые отметки на них неотчетливы.

2. Годовые кольца на чешуе возникают при смене зимней задержки роста рыбы быстрым весенним ростом. Они образуются в результате резкого изгибания, расхождения и частичного разрыва стрий при переходе их со старой утолщенной части чешуи на тонкий прозрачный край вновь возникшей, быстро растущей, подстилающей чешую новой фибриллярной пластинки. Цепочка более или менее хорошо выраженных овальных промежутков между изгибами стрий образует на передней части чешуи светлое годовое кольцо, идущее концентрически и пересекающее стрии.

У нерестовавших рыб на чешуях с середины тела годовые кольца нормального вида замещаются нерестовыми кольцами.

3. Добавочные кольца возникают при задержке роста от случайных причин. Нередко они сходны с годовыми, но выражены менее резко, промежутки между стриями на кольце не овальные, а вытянуты, разрывы стрий бывают реже. Добавочные кольца шире, чем годовые, блеклые и нечеткие, часто выражены не по всей полуокружности передней части чешуи и только изредка имеют продолжение на ее задней части.

4. Мальковые кольца (одно или два) на первой годовой зоне наблюдаются не всегда, имеют вид добавочных колец и в большинстве случаев легко отличимы от годовых.

5. Кольца смещения образуются при частичном повороте чешуи в кармашке кожи. По виду они напоминают годовые, имитируя также нерестовые отметки. Признаком, позволяющим отличить кольцо смещения от колец другого типа, служит перемещение части пластинки чешуи, ограниченной этим кольцом по отношению к основной линии всей чешуи (поворот вбок или сдвиг вниз).

6. Годовое кольцо образуется весной, преимущественно в мае. У половозрелых рыб иногда оно появляется до нереста, но затем (однако не всегда) замещается нерестовым кольцом. В других случаях годовое кольцо нормального вида, повидимому, совсем не образуется, и его место занимает нерестовое кольцо.

7. В нерестовый период, в мае, на чешуе возникает нерестовая отметка, которая имеет следующие признаки: 1) нерестовое кольцо, образованное как бы обломанными или срезанными стриями, имеющее поврежденные бока; 2) на зоне прироста после нерестового кольца

стрий немного меняют свое направление, иногда число их вначале уменьшается, но затем снова увеличивается путем их расщепления. 3) на плечах чешуи наблюдаются в некоторых случаях резко выделяющиеся участки стрий, почти перпендикулярных к остальным стриям.

Образование нерестовых отметок не имеет прямой связи с определенными стадиями зрелости половых продуктов. Они появляются на чешуе некоторых особей, начиная с IV стадии зрелости (но у рыб, уже мигрировавших в Северный Каспий и близких к нересту), причем количество рыб с новыми нерестовыми отметками увеличивается по мере созревания половых продуктов и приближения к концу нерестового периода.

8. Прирост нового года на чешуе появляется как после годовых колец нормального вида, так и после нерестовых, сначала на боках чешуи, а затем на ее вершине.

9. Судя по нерестовым отметкам, половые продукты большеглазого пузанка созревают первый раз преимущественно в возрасте 2 и 3 лет, причем большая часть самцов нерестится 2-годовиками, а самок 3-годовиками. Часть самок нерестится впервые 4 лет (самцы единично) и даже 5 лет. После первого нереста большеглазый пузанок размножается ежегодно.

10. Годовые кольца и нерестовые отметки в различной степени выражены на чешуях с разных участков тела. Наилучшими для определения возраста, учета нерестовых отметок и обратных вычислений длины являются чешуи, расположенные по средней линии тела между косыми линиями F_3-F_4 и F_1-F_2 , и по 2—3 чешуи вверх и вниз от нее, особенно чешуи в среднем № 20—27, где наиболее четки нерестовые отметки.

Пробы чешуи следует брать с описанного участка тела или, по обозначению Замахеева, с участков f и l. Собирать чешую с других мест не рекомендуется, так как годовые кольца на этих чешуях легко смешать с резко выраженными добавочными, нерестовые отметки могут отсутствовать, а обратные вычисления дают величины, сильно уклоняющиеся от действительных.

11. Годовые кольца на отолитах не всегда отчетливы. Первые 2—3 годовых зоны образуются чередованием темных и светлых частей отолита, а годовые кольца старших возрастов имеют вид тонких черточек на белом фоне. Добавочные кольца на отолитах встречаются реже и часто не совпадают с кольцами на чешуе. Нерестовых отметок не образуется, но годовые кольца, соответствующие годам нереста, наблюдаются.

12. Обратные вычисления по чешуе следует вести методом прямой пропорциональности (Е. Lea), дающим тождественные результаты с вычислением методом логарифмических скал (Монастырского). Обратные вычисления методом Е. Lea по отолитам у отдельных особей нередко дают существенное расхождение по сравнению с чешуей, но средние величины близко сходятся.

13. Рост большеглазого пузанка по эмпирическим и по вычисленным данным представлен очень близкими между собой величинами.

ЛИТЕРАТУРА

1. И. Д. Агапов, Возраст и рост долгинской сельди (*Caspialosa brashnikovi*) северо-восточной части Каспия.—Серия „Заливы Каспийского моря, Комсомолец и Кайдак“, вып. 2-й, Рыбы и рыбный промысел. Москва—Ленинград, Академия наук СССР, 1938.
2. Dannevig A. and Host, Sources of error in computing l_1 — l_{12} etc. from scales taken from different parts of the fish.—Journal du Conseil, VI, 1931.
3. А. И. Дехтерева, Распределение молоди сельдевых в Северном Каспии в 1936 г (из работ Волго-Каспийской рыбохозяйственной станции ВНИРО). Рукопись, Астрахань, 1936.
4. Д. Ф. Замахаев, Методика определения возраста сельди Азовско-Черноморского района (из работ ВНИРО). Рукопись, Москва, 1935.
5. Д. Ф. Замахаев, Нерестовые марки на чешуе каспийских сельдей. (В этом сборнике).
6. Д. Ф. Замахаев, Нерестовые марки на чешуе проходных сельдей Каспия—*S. kessleri*, *S. volgensis* typ. (Berg.) и *S. volgensis s/sp. bergi* Tan. (из работ лаборатории прогнозов, запасов и возраста рыб ВНИРО). Рукопись, Москва, 1937.
7. С. М. Кагановская, О достоверности вычислений длины и темпа роста по чешуе с разных частей тела сардины—иваси (*Sardinops melanosticta*). „Известия Тихоокеанского научного института рыбного хозяйства и океанографии“, т. 12, Владивосток, 1937.
8. H. Lissner, Die Alterbestimmung beim Herring mit Hilfe der Otolithen.—Berichte der deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung. B. 1., Berlin, 1925.
9. А. А. Ловецкая, Промыслово-биологическая характеристика большеглазого пузанка в Среднем и Южном Каспии по материалам 1937 г. (из работ Азербайджанской рыбохозяйственной станции ВНИРО).—Рукопись, Баку, 1937.
10. А. А. Махмудбеков, Об определении возраста каспийского пузанка (*Caspialosa caspia* (Eichw.)). (По материалам Азербайджанской научной рыбохозяйственной станции ВНИРО). Рукопись. Баку, 1936.
11. А. Махмудбеков, Некоторые промыслово-биологические данные по каспийскому пузанку. „Труды 1-й Всекаспийской научной рыбохозяйственной конференции“, 1935, т. II, Москва, 1938.
12. Г. Н. Монастырский, К методике определения темпа роста рыб по измерениям чешуи. Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб, Красноярск, 1926.
13. Г. Н. Монастырский, Запасы воблы Северного Каспия по материалам осени 1935 г. (Из работ научно-промысловой разведки Северного Каспия). Рукопись, Астрахань, 1935.
14. Robertson J. A., The sprat and the sprat—fishery of England. —Fishery investigations, ser. II, v. XVI, № 2. London, 1938.
15. Н. С. Соловьева, Время закладки зимних колец и начала прироста на чешуе сельди в различных районах Баренцева моря. Труды ПИНРО, выпуск 2, М.—Л. Пищепромиздат. 1938.
16. Н. И. Чугунова, К методике изучения возраста воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.) по чешуе (на основании материалов по мечению). „Труды ВНИРО“ т. XI, М. 1940.

SUMMARY

The object of this investigation is to determine and to describe the objective characters for a distinction between different kinds of rings (yearly, accessory, spawning), on the scales of *Caspialosa saposhnikovi*—one of the marine migratory shads of the Caspian sea. Scales offer the best means for the determination of the age of *Caspialosa saposhnikovi*. On their anterior parts year rings are counted and year zones measured for inverse calculations. The posterior part of the scale with less distinct rings was also examined for control. Otholits also can be used, but their year rings are not distinct and they bear no spawning marks. The bones of the operculum cannot be used for age determination.

The year rings are formed on the scales as a result of a sharp transition to a rapid growth in the spring after the winter period of slow growth. They are formed in the spring, chiefly in May and are the result of a sharp bend, separation and a partial rupture of the striae in their passing from the old, thicker part of the scale on the thin transparent edge of the fast-growing new fibrillar membrane lining the scale. A chain of more or less definite oval-shaped interstices between the bends of the striae forms a light year ring on the anterior part of the scale extending concentrically and crossing the striae. The year zones on the posterior part of the scale have the appearance of feebly expressed indented ridges. In the scales from the middle body line of fishes who have spawned, year rings of normal appearance are replaced by spawning rings.

In cases of non-periodical checks in the growth determined by casual factors accessory rings are formed. They are less distinct than year rings and sometimes distinguishable not on the whole semicircle of the anterior part of the scale. The spaces between striae on accessory rings are somewhat extended, breaks of striae are seldom met with. The fry-rings (one or two on a scale) are similar to the accessory rings and not always present. As a result of a shifting of the scale in its skin pocket rings of displacement are formed which often resemble year rings and spawning rings.

In the spawning period, in May, a spawning mark is formed on the scales of fishes migrating from the Central into the Northern Caspian: its formation has no direct relation to definite stages of sexual maturity, and is observed from the IV to the VI stage. However the number of fishes bearing spawning marks of the current year increases with the progress of the spawning season. The characteristics of the spawning mark are as follows: 1) a spawning ring formed as by broken, cut off striae and with injured sides; 2) a slight change of direction, and, occasionally, of the number of striae on the zone of new growth after the spawning ring; 3) the formation, in some cases, especially on the "shoulders" of the scale, of areas of striae directed almost perpendicularly to the others.

As judging from the spawning marks the main mass of *Caspialosa saposhnikovi* reach their first sexual maturity at the age of two (especially males) and three years; later on they spawn yearly.

Scales from the median body line between the oblique lines F_3 — F_4 and F_1 — F_2 (see fig. 1) as well as the 2-d and 3-d scales over and under the median line are the best suited for age determinations, records of spawning marks and inverse calculations of length. It is not recommended to use scales from other parts of the body as they bear many sharply defined accessory rings, that may be confused with yearly rings, and often have no spawning marks. Furthermore inverse calculations based on such scales give values greatly deviating from real ones.

Inverse calculations should be made by the E. Lea-method, values thus obtained are near to the empirical ones (see tb. 7).

On the photo illustrating the paper are shown the different types of rings described (yearly, accessory, spawning and fry-rings) as well as the formation of a year ring on the edge of the scale and different stages of the formation of a spawning mark and growth—increments of the scale.
